

土壤酸杆菌门细菌生态学研究进展

王光华 刘俊杰 于镇华 王新珍 金剑 刘晓冰

(中国科学院东北地理与农业生态研究所 中国科学院黑土区农业生态重点实验室, 哈尔滨 150081)

摘要: 酸杆菌是土壤中一类重要的细菌类群。基于 16S rRNA 基因序列分析发现, 酸杆菌一般占细菌总量的 20% 左右, 甚至高达 50% 以上, 表明酸杆菌在土壤生态过程中起到重要的作用。从植被、海拔高度、氮肥管理及二氧化碳升高对土壤酸杆菌分布的影响, 以及酸杆菌根际效应等几方面论述了土壤酸杆菌门细菌生态学研究进展; 综合分析揭示出不同分类单元酸杆菌细菌分布与环境因子间的关系; 阐述了部分酸杆菌细菌的潜在生态功能。最后指出在土壤酸杆菌研究中应强化分离培养、细化分子生态、采用宏基因组学和单细胞测序新技术的重要性。

关键词: 酸杆菌; 微生物生态; 亚群; 16S rRNA 基因; 高通量测序

DOI: 10.13560/j.cnki.biotech.bull.1985.2016.02.002

Research Progress of *Acidobacteria* Ecology in Soils

WANG Guang-hua LIU Jun-jie YU Zhen-hua WANG Xin-zhen JIN Jian LIU Xiao-bing

(Key Laboratory of Mollisols Agroecology, Northeast Institute of Geography and Agroecology, Chinese Academy of Sciences, Harbin 150081)

Abstract: The phylum *Acidobacteria* is one of the most important bacterial groups in soils. Based on analysis of 16S rRNA gene sequences, the number of *Acidobacteria* generally represents about 20% of total soil bacterial communities, some of them even account for more than 50%, which suggests that *Acidobacteria* play important roles in soil ecological process. In this paper, we reviewed the research progress of *Acidobacteria* ecology in soils from several aspects, such as effects of plant types, altitude, nitrogen fertilizer and CO₂ enrichment on the distribution of *Acidobacteria*, as well as rhizosphere effects of *Acidobacteria*, etc. The relationships between distributions of different taxonomic level *Acidobacteria* and environmental factors were summarized. The potential ecological functions of *Acidobacteria* were also presented in this paper. In the end of this paper, the importance for future study of *Acidobacteria*, such as reinforcement of isolation and pure culture, refinement of molecular ecological research, and adoption of metagenomics and single-cell sequencing approaches were also addressed.

Key words: *Acidobacteria*; microbial ecology; subdivision; 16S rRNA gene; high-throughput sequencing

酸杆菌 (*Acidobacteria*) 最初是由 Kishimoto 等^[1] 从一个酸性的地质环境分离出代表性菌株 *Acidobacterium capsulatum* 开始, 逐渐被重视发展起来的。随后, 伴随着分子生物技术在环境微生物研究中的广泛应用, 以及新菌株的不断发现, Ludwig 等^[2] 和 Barns 等^[3] 提议将这类细菌定义为一个新细菌门, 即酸杆菌门。尽管酸杆菌细菌难于分离培养, 但针对细菌 16S rDNA 序列分析表明, 酸杆菌细菌在各种生境中都存在, 特别是在土壤环境中, 数量占细菌总量的 20% 左右^[4, 5], 有的高达 50% 以上^[6]。

总体而言, 土壤中酸杆菌门细菌与变形菌门细菌数量相当^[3, 7], 是土壤微生物的重要成员, 在土壤物质循环和生态环境构建过程中起到非常重要的作用。酸杆菌细菌一般具有嗜酸、寡营养、难培养的特点。但事实上并非如此, 一些酸杆菌的基因序列也在中性、甚至碱性的环境中被检测出来^[8], 所以千万不要被酸杆菌的表面字意而误解。目前基于 16S rDNA 序列分析, 酸杆菌门细菌被划分为 26 个亚群 (GP1-GP26)^[9]。总的酸杆菌细菌、不同亚群的酸杆菌, 甚至同一亚群不同的酸杆菌基因型 (OTU) 在土壤中

收稿日期: 2015-11-03

基金项目: 中国科学院战略性先导科技 B 类专项 (XDB15010103)

作者简介: 王光华, 男, 博士, 研究员, 研究方向: 微生物生态; E-mail: wanggh@iga.ac.cn

的分布差异很大,土壤酸杆菌细菌分布受到多种环境因子的调控。

1 影响土壤酸杆菌分布的环境因子

1.1 不同植被对土壤酸杆菌分布的影响

Naether 等^[10]采用引物 31F/1492R 扩增构建克隆文库的方法对德国 3 个不同地区草地和森林土壤研究发现,森林土壤中酸杆菌主要是 GP1 (相对丰度:26%–85%)、GP6 (1%–41%)、GP3 (7%–11%)、GP4 (6%) 和 GP5 (12%–13%);而草地主要是 GP1 (59%–62%)、GP4 (8%–20%)、GP5 (3%–17%) 和 GP17 (6%–7%)。他们采用 T-RFLP 和 DGGE 技术研究发现,草地与森林间,甚至同一种生态环境不同地点间酸杆菌群落结构都存在显著差异。多个土壤因子,如 pH、有机碳、全氮、C/N 比、磷、硝态氮、铵态氮、土壤湿度、土壤温度和土壤呼吸都对群落结构组成产生影响。

与 Naether 等^[10] 研究结果不同, Fierer 等^[11] 采用高通量测序和克隆技术相结合的方法对北美和南美 87 个森林土壤样品中酸杆菌的分布状况研究发现,酸杆菌占有所有细菌总数的 30.9%,共有 8 600 个酸杆菌基因型 (OTU: 97% 水平),不同土壤酸杆菌亚群相对丰度在 2.4%–78.5% 之间,亚群相对丰度大小为 GP4>GP1>GP3>GP2>GP6。他们发现,土壤中酸杆菌相对丰度与土壤 pH 呈显著负相关 ($r = -0.80$, $P < 0.001$),这一现象在其他研究中也已被证实^[5, 12–15]。同时,他们还发现酸杆菌相对丰度与平均降水量 ($r = 0.66$, $P < 0.001$)、土壤有机碳含量 ($r = 0.48$, $P < 0.001$) 和土壤 C/N 比 ($r = 0.45$, $P < 0.001$) 呈显著的正相关关系。同样, Zhang 等^[16] 采用高通量测序技术发现,神农架森林土壤酸杆菌至少有 4 480 个 OTU,其中 GP1、2、3、4 和 6 是优势酸杆菌,占酸杆菌测序总量的 85%。

我们对我国东北旱地黑土农田细菌群落结构研究发现^[17],酸杆菌门细菌相对丰度平均为 24.11%,仅次于变形菌门细菌 (29.93%),为黑土农田中第二大细菌类群。与其他研究者发现不同,黑土农田中酸杆菌相对丰度与土壤 pH 值没有显著的相关关系。黑土中酸杆菌主要以 GP1 (30.07%)、GP6 (29.47%) 和 GP4 (20.12%) 为主,GP2 的检出率非常低,只

有 0.64%,远低于森林土壤^[11, 16, 18],也低于北极苔原冻土土壤^[14]。

土地利用方式的变化也对土壤酸杆菌分布产生明显的影响。一个典型的案例是针对亚马逊森林转换成农田的研究^[19]。研究者采用定量 PCR 技术研究发现,森林土壤中酸杆菌绝对含量为 0.93×10^7 16S rDNA 拷贝/克土,占细菌总量的 23%,而变成大豆田后酸杆菌含量降至 0.57×10^7 16S rDNA 拷贝/克土,占细菌总量的 14%。采用高通量测序发现,酸杆菌相对含量也由原始森林土壤的 28% 降到种植大豆田的 16%。总体而言,亚马逊森林土壤中酸杆菌含量高于种植大豆的农田。森林土中 GP1 和 GP2 的相对含量高于大豆田,而 GP4 和 GP6 的相对含量要低于大豆田。相关分析表明,酸杆菌绝对含量与土壤有机质含量 ($r = 0.627$, $P < 0.000 1$) 和铝离子含量 ($r = 0.529$, $P < 0.000 4$) 呈正相关,而与土壤 pH 值 ($r = -0.407$, $P < 0.008$) 呈负相关关系。

1.2 海拔高度对土壤酸杆菌分布的影响

土壤微生物在海拔高度上的空间分布格局是环境微生物生态学研究关注的一个重要课题^[20]。中科院南京土壤所褚海燕团队对长白山 6 个海拔梯度 (530、760、1 250、1 680、1 950 和 2 200 m) 的细菌群落结构分布情况进行了系统的研究^[21]。他们发现酸杆菌相对丰度在 10%–30% 之间,相对丰度随海拔高度呈单峰变化,即在 530、760 和 2 200 m 海拔高度上丰度低,而在 1 680 m 和 1 950 m 丰度高。相关分析显示酸杆菌相对丰度与 pH 值呈显著负相关。而中国林业科学院 Zhang 等^[16] 对神农架 1 000–2 800 m 四种植被类型下的酸杆菌研究发现,酸杆菌群落结构在 4 个海拔高度上差异很大,酸杆菌多样性随海拔呈现单峰变化,即低海拔和高海拔多样性高于中海拔;CCA 分析发现,土壤 pH、土壤温度和植物多样性是决定酸杆菌群落结构的主要环境因素。由此可见,酸杆菌在海拔高度上的空间分布格局因研究区域而异,除土壤 pH 是普遍公认的决定酸杆菌丰度和多样性的重要因子外,其他未探知的因素也起到非常重要的作用。

1.3 氮肥管理对土壤酸杆菌分布的影响

Fierer 等^[22]报道了不同施氮量对美国草地和农

田土壤细菌群落结构的影响,其中草地施氮处理是 0、34 和 272 kg N ha⁻¹yr⁻¹,农田施氮处理为 0、101 和 291 kg N ha⁻¹yr⁻¹。研究发现,草地植物种类随施氮量增加而急剧降低,但草地细菌的碳代谢指数随施氮量增加而急剧增加,草地和农田细菌多样性指数不受施氮量的影响。该发现与 Campbell 等^[23]报道的细菌多样性指数随施氮量增加而降低的结果不符,可见氮肥处理对细菌群落结构的影响因研究地域不同存在差异。虽然 Fierer 等^[22]发现施氮量对细菌多样性没有产生显著的影响,但施氮对细菌群落结构影响显著,其中富营养细菌,如 *Proteobacteria* 和 *Bacteroidetes* 相对丰度随施氮量增加而上升,而寡营养细菌主要是酸杆菌却表现出相反的趋势。不同门类细菌相对丰度对施氮量响应的差异也被氮素添加微宇宙试验所证实, Ramirez 等^[24]对采自不同生态环境下的 28 个土壤氮素添加试验发现,施氮增加了 *Actinobacteria* 和 *Firmicute* 细菌的相对丰度,但降低了 *Acidobacteria* 和 *Verrucomicrobia* 细菌的相对丰度。总体而言,向土壤中增施氮肥降低了酸杆菌细菌的相对丰度,这可能与施氮导致土壤 pH 下降有关。

1.4 二氧化碳升高对土壤酸杆菌分布的影响

到目前为止,还未见到单纯以大气二氧化碳升高(eCO₂)对土壤酸杆菌群落结构影响的研究报道,现有的结果均是基于 eCO₂ 对土壤细菌群落结构影响的基础上提炼出来的。多数结果表明, eCO₂ 处理对土壤总的细菌群落结构影响不明显^[25-29],但也有研究发现 eCO₂ 处理显著地改变了土壤细菌群落结构^[30]。尽管 eCO₂ 的处理对整体细菌群落结构改变不明显,但在具体的细菌分类单元上变化显著^[28, 29],特别是酸杆菌门细菌对二氧化碳升高响应较为敏感。多数研究者的结果普遍认为, eCO₂ 处理降低了 GP1、GP2 和 GP3 的相对丰度^[25, 27-30],但增加了 GP4 和 GP6 的相对丰度^[25, 27, 29]。鉴于目前学术界对不同酸杆菌的生理特性还不十分清楚,引起这些酸杆菌亚群细菌对 eCO₂ 呈现出如此一致响应的机理还未明晰。

1.5 酸杆菌根际效应

不同研究者在酸杆菌是否存在根际效应上的

研究结果不尽相同。Navarrete 等^[19]采用高通量测序技术发现,大豆根际土壤酸杆菌不存在明显的根际效应,非根际和根际土壤酸杆菌的相对丰度分别为 16% 和 17%;非根际和根际土壤酸杆菌在亚群水平上的分布上也非常一致,相对丰度均为 GP1>GP3>GP6>GP2 和 GP4。同样 Uroz 等^[31]研究认为,橡树根际与非根际土壤的酸杆菌丰度没有显著的差异,相对丰度在 19.5%-26.59% 之间。但也有研究表明,韭葱(*Allium porrum* L.)根际的酸杆菌数量要高于非根际土壤,酸杆菌表现出根际的适应能力^[32]。与上述研究结果不同, Kielak 等^[33]采用构建克隆文库的方法发现,野生羊茅(*Festuca ovina* L.)和百脉根(*Lotus corniculatus* L.)根际土壤酸杆菌丰度(14.7±7.7)% 低于非根际土壤(25.1±14.4)%,差异极显著($P<0.001$)。他们还发现根际和非根际不同亚群酸杆菌丰度也存在差异,根际中 GP6 和 GP3 丰度高于非根际,而非根际中 GP1 和 GP4 丰度高于根际,GP2 和 GP5 只在非根际土壤中被检测到。不同植物根际酸杆菌分布状况的不一致,可能与不同植物的根际微环境差异有关。一般来说,根际较非根际土壤 pH 值低(分泌有机酸),有利于酸杆菌某些亚群细菌的生长,但根际的高营养环境又不利于酸杆菌细菌的定殖和繁殖。植物根际酸杆菌的分布是受到根际微环境多种因子综合作用的结果,不能一言以蔽之。

2 酸杆菌门亚群细菌分布与环境因子的关系

多数研究结果表明,土壤酸杆菌的相对丰度与土壤 pH 值呈显著负相关关系^[5, 12-15],但也有研究表明,酸杆菌相对丰度与土壤 pH 值相关性不显著^[17],还受到土壤其他环境因子的影响^[19]。导致这种现象的发生可能与酸杆菌不同亚群,甚至同一亚群不同的酸杆菌细菌对土壤环境因子响应存在差异有关。Jones 等^[5]对北美和南美的 87 个土壤样品大尺度分析发现酸杆菌亚群 GP1、2、3、12、13 和 15 相对丰度与 pH 值呈显著负相关关系,而 GP4、6、7、10、11、16、17、18、22 和 25 相对丰度与 pH 值呈显著正相关关系。我们对区域尺度东北黑土研究也发现,GP1 和 GP3 相对丰度与土壤 pH 呈极显著负相关,GP4、5、6、7 和 25 与土壤 pH 呈显

著或极显著正相关。但在小尺度研究上, Navarrete 等^[19]发现 GP4、6 和 7 亚群细菌丰度随铝含量增加而降低, GP6 和 GP7 丰度随土壤中 Ca、Mg、Mn 和 B 增加而增加, 亚群 GP1、2 和 3 丰度与上述营养元素含量关系不显著。而 Zhang 等^[16]对神农架森林土壤研究发现, GP1、2 和 3 与土壤 pH 成高度正相关, 而其他亚群(不包含 GP7)与 pH 呈高度负相关, 这一结果与目前多数研究相反。值得注意的是, 在该文中还报道了一些亚门细菌丰度与土壤酶活性有很好的正相关性, 如 GP1 与多酚氧化酶、GP2 与蔗糖酶和葡聚糖酶、GP4 和 GP6 与淀粉酶等。另外, Naether 等^[10]发现土壤中酸杆菌亚群中的某些成员丰度与土壤中的原生动物, 如变形虫和纤毛虫, 以及维管植物多样性呈正或负的相关关系。

3 酸杆菌门细菌生态功能

虽然酸杆菌在土壤和其他环境中广泛而大量地存在, 但由于其难培养和生长缓慢的特点, 学术界对酸杆菌在自然环境中的功能还知之甚少。目前分离到的菌株多数属于 GP1, 也有少数菌株属于 GP2、3、4、6、8 和 10。对这些菌株有限的研究结果表明, 酸杆菌可能从以下几方面在生态系统中起到重要的作用。

3.1 降解植物残体多聚物

酸杆菌能够在以植物聚合物为底物的培养基上生长表明, 酸杆菌对植物残体降解起到重要的作用。 *Telmatobacter bradus* 是被证明具有纤维素降解功能的酸杆菌, 该菌在微氧和缺氧条件下降解纤维素产生醋酸和氢^[34]。另外 2 个 GP1 的分离株 (KBS83 和 CCO287) 和 1 个 GP3 的分离株 (KBS96) 也具有纤维素降解能力^[35, 36]。与已知的微生物相比, 酸杆菌降解纤维素能力可能很弱, 但在寒冷的北方酸性湿地中, 其他纤维素降解菌难以生存, 酸杆菌在这样条件下可能对纤维素降解中起到重要的作用^[36]。同样, 在对泰国南部酸性泥炭沼泽森林土壤宏基因组研究中也发现, 酸杆菌具有许多编码纤维素酶和半纤维素酶的基因^[37], 表明酸杆菌在植物残体降解中起到重要的作用。

3.2 参与铁循环

酸杆菌在富铁的酸性环境条件下含量高^[9, 38]。

在厌氧条件下, GP8 中的 *Geothrix fermentans* 可以用 Fe (III) 为电子受体进行铁还原^[39]; 同样, 菌株 *Acidobacterium capsulatum* DSM 11244^T 和来自 GP1 的多个分离株也被证明在极端厌氧或微氧条件下具有异化铁还原能力^[38, 40, 41]; 研究发现, *A. capsulatum* DSM 11244^T 在 pH2.2–5.0 的葡萄糖发酵过程中形成 Fe (II), 但这种异化铁还原能力与其生长状况不存在耦合关系^[40]。可见, 酸杆菌在各种生态环境的铁循环中起到一定的作用。

3.3 具有光合能力

Brayant 等^[42]在对美国黄石国家公园碱性硅土热泉微生物垫进行宏基因组分析时发现, 酸杆菌 *Candidatus Chloracidobacterium thermophilum* 具有以叶绿素为基础的光合能力。该菌含有 *pscA* 基因, 编码光反应中心 I 中与 BCh1 结合的脱辅蛋白, 该菌还含有编码 Fenna-Matthews-Olson (FMO) 蛋白的基因, 而 FMO 是光合绿硫细菌在无光下进行光合作用的光吸收蛋白^[43]。是否其它种类酸杆菌, 或者多大范围的酸杆菌具有光合能力还有待探究。

3.4 参与单碳化合物代谢

尽管还没有直接的证据表明分离到的酸杆菌能以单碳化合物为底物生长, 但采用免培养的标记技术发现, 酸杆菌对添加的甲烷和甲醇有响应^[44–46]。Radajewski 等^[45]从 ¹³C- 甲醇添加的酸性土壤中分离捕获到几条 GP1 酸杆菌的 16S rRNA 基因含有 ¹³C。另一个研究结果表明, 湖泊沉积物中不可培养酸杆菌基因组含有标记甲烷中的 ¹³C 元素^[46]。同样, Pankratov 等^[44]证实在水藓泥炭土中添加甲醇促进了酸杆菌数量的增长。所有这些结果暗示着酸杆菌的某些成员参与了单碳化合物的代谢过程。但需要强调的是, 学术界尚不确定酸杆菌参与单碳化合物代谢是直接过程, 还是微生物间交叉饲喂 (Cross-feeding) 过程。

4 展望

酸杆菌门细菌是土壤中最常见细菌门类之一, 其数量与变形菌门细菌相当, 表明酸杆菌细菌在土壤生态过程中起到重要的作用。但目前人们对该门细菌的了解还非常有限, 为此在今后的研究中应该从以下几方面强化对酸杆菌细菌的研究力度。

4.1 加强对酸杆菌细菌分离培养工作力度

目前,在公共数据平台有超过 12 000 条注册的酸杆菌 16S rRNA 序列长度超过 1 200 bp,这些序列分布在酸杆菌的 26 个亚群。需要说明的是,绝大多数序列信息是采用克隆方法获得的,分离得到的酸杆菌菌株数目很少,且分离菌株多数属于 GP1 亚群。为此,尽管对酸杆菌细菌分离培养是耗时、费力的工作,但分离菌株的获得无疑可以推进人们对酸杆菌的生态生理学和基因组学的认识,增进对酸杆菌潜在的生态功能的判断。

4.2 进一步细化完善对酸杆菌细菌分子生态学研究

采用免培养的分子生物学技术已经发现酸杆菌是土壤中一类丰度非常高的细菌,这预示着酸杆菌在土壤物质循环、土壤中活性代谢产物产生和与其它微生物互作中可能起到非常重要的作用。虽然目前人们对土壤中酸杆菌生态有了一些了解,但这些知识还未成系统,处于起始阶段。如人们对酸杆菌丰度的认识多是基于相对丰度的研究,对其在土壤中绝对丰度还知之甚少;对酸杆菌对土壤因子的响应多是基于 26 个亚群水平的分布变化,而针对更细层次分类单元响应还缺乏系统的研究等。另外,目前对土壤酸杆菌的研究主要是针对野外样品,还缺乏精确的、目的性强的微宇宙模拟实验研究等。

4.3 引进新的研究手段,加快对酸杆菌基因组学的研究

对土壤酸杆菌基因组学研究可以了解其生态功能提供第一手资料。但到目前为止,只有少数几株酸杆菌的基因组被破解。伴随着宏基因组测序技术和免培养单细胞测序技术的日益完善,将为人们研究土壤酸杆菌基因组学,揭示酸杆菌功能多样性带来新希望和挑战。

参考文献

- [1] Kishimoto N, Kosako Y, Tano T. *Acidobacterium capsulatum* gen. nov., sp. nov.: an acidophilic chemoorganotrophic bacterium containing menaquinone from acidic mineral environment [J]. *Current Microbiology*, 1991, 22 : 1-7.
- [2] Ludwig W, Bauer SH, Bauer M, et al. Detection and *in situ* identification of representatives of a widely distributed new bacterial phylum [J]. *FEMS Microbiology Letters*, 1997, 153 : 181-190.
- [3] Barns SM, Takala SL, Kuske CR. Wide distribution and diversity of members of the bacterial kingdom *Acidobacterium* in the environment [J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 1999, 65 : 1731-1737.
- [4] Janssen PH, Yates PS, Grinton BE, et al. Improved culturability of soil bacteria and isolation in pure culture of novel members of the divisions *Acidobacteria*, *Actinobacteria*, *Proteobacteria*, and *Verrucomicrobia* [J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2002, 68 : 2391-2396.
- [5] Jones RT, Robeson MS, Lauber CL, et al. A comprehensive survey of soil acidobacterial diversity using pyrosequencing and clone library analyses [J]. *The ISME Journal*, 2009, 3 : 442-453.
- [6] Lee SH, Ka JO, Cho JC. Members of the phylum *Acidobacteria* are dominant and metabolically active in rhizosphere soil [J]. *FEMS Microbiology Letter*, 2008, 285 : 263-269.
- [7] Hugenholtz P, Goebel BM, Pace NR. Impact of culture-independent studies on the emerging phylogenetic view of bacterial diversity [J]. *Journal of Bacteriology*, 1998, 180 : 4765-4774.
- [8] Xiong J, Liu Y, Lin X, et al. Geographic distance and pH drive bacterial distribution in alkaline lake sediments across Tibetan Plateau [J]. *Environmental Microbiology*, 2012, 14 : 2457-2466.
- [9] Barns SM, Cain EC, Somerville L, et al. *Acidobacteria* phylum sequences in uranium-contaminated subsurface sediments greatly expand the known diversity within the phylum [J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2007, 73 : 3113-3116.
- [10] Naether A, Foesel BU, Naegle V, et al. Environmental factors affect acidobacterial communities below the subgroup level in grassland and forest soils [J]. *Apply Environmental Microbiology*, 2012, 78 : 7398-7406.
- [11] Fierer N, Bradford MA, Jackson RB. Toward an ecological classification of soil bacteria [J]. *Ecology*, 2007, 88 : 1354-1364.
- [12] Männistö MK, Tirola M, Häggblom MM, et al. Bacterial communities in Arctic fjelds of Finnish Lapland are stable but highly pH dependent [J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2007, 59 : 452-465.
- [13] Lauber CL, Strickland MS, Bradford MA, et al. The influence of soil properties on the structure of bacterial and fungal communities across land-use types [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2008, 40 : 2407-2415.

- [14] Chu HY, Fierer N, Lauber CL, et al. Soil bacterial diversity in the Arctic is not fundamentally different from that found in other biomes [J]. *Environmental Microbiology*, 2010, 12 : 2998-3006.
- [15] Griffiths RI, Thomson BC, James P, et al. The bacterial biogeography of British soils [J]. *Environmental Microbiology*, 2011, 13 : 1642-1654.
- [16] Zhang Y, Cong J, Lu H, et al. Community structure and elevational diversity patterns of soil *Acidobacteria* [J]. *Journal of Environmental Sciences*, 2014, 26 : 1717-1724.
- [17] Liu JJ, Sui YY, Yu ZH, et al. Soil carbon content drives the biogeographical distribution of fungal communities in the black soil zone of northeast China [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, 83 : 29-39.
- [18] 王春香, 田宝玉, 吕睿瑞, 等. 西双版纳地区热带雨林土壤酸杆菌 (*Acidobacteria*) 群体结构和多样性分析 [J]. *微生物学通报*, 2010, 37 : 24-29.
- [19] Navarrete AA, Kuramae EE, de Hollander M, et al. Acidobacterial community responses to agricultural management of soybean in Amazon forest soils [J]. *FEMS Microbiol Ecology*, 2013, 83 : 607-621.
- [20] Fierer N, McCain CM, Meir P, et al. Microbes do not follow the elevational diversity patterns of plants and animals [J]. *Ecology*, 2011, 92 : 797-804.
- [21] Shen CC, Xiong JB, Zhang HY, et al. Soil pH drives the spatial distribution of bacterial communities along elevation on Changbai Mountain [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2003, 57 : 204-211.
- [22] Fierer N, Lauber CL, Ramirez KS, et al. Comparative metagenomic, phylogenetic and physiological analyses of soil microbial communities across nitrogen gradients [J]. *The ISME Journal*, 2012, 6 : 1007-1017.
- [23] Campbell BJ, Polson SW, Hanson TE, et al. The effect of nutrient deposition on bacterial communities in Arctic tundra soil [J]. *Environmental Microbiology*, 2010, 12 : 1842-1854.
- [24] Ramirez KS, Craine JM, Fierer N. Consistent effects of nitrogen amendments on soil microbial communities and processes across biomes [J]. *Global Change Biology*, 2012, 18 : 1918-1927.
- [25] Lesaulnier C, Papamichail D, McCorkle S, et al. Elevated atmospheric CO₂ affects soil microbial diversity associated with trembling aspen [J]. *Environmental Microbiology*, 2008, 10 : 926-941.
- [26] Austin EE, Castro HF, Sides KE, et al. Assessment of 10 years of CO₂ fumigation on soil microbial communities and function in a sweetgum plantation [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2009, 41 : 514-520.
- [27] Dunbar J, Eichorst SA, Gallegos-Graves LV, et al. Common bacterial responses in six ecosystems exposed to 10 years of elevated atmospheric carbon dioxide [J]. *Environmental Microbiology*, 2012, 14 : 1145-1158.
- [28] Dunbar J, Gallegos-Graves LV, Steven B, et al. Surface soil fungal and bacterial communities in aspen stands are resilient to eleven years of elevated CO₂ and O₃ [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2014, 76 : 227-234.
- [29] Gschwendtner S, Leberecht M, Engel M, et al. Effects of elevated atmospheric CO₂ on microbial community structure at the plant-soil interface of young beech trees (*Fagus sylvatica* L.) grown at two sites with contrasting climatic conditions [J]. *Microbial Ecology*, 2015, 69 : 867-878.
- [30] Deng Y, He Z, Xu M, et al. Elevated carbon dioxide alters the structure of soil microbial communities [J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2012, 78 : 2991-2995.
- [31] Uroz S, Buée M, Murat C, et al. Pyrosequencing reveals a contrasted bacterial diversity between oak rhizosphere and surrounding soil [J]. *Environmental Microbiology Reports*, 2010, 2 : 281-288.
- [32] da Rocha UN, van Elsas JD, van Overbeek LS. Real-time PCR detection of *Holophagae* (*Acidobacteria*) and *Verrucomicrobia* subdivision 1 groups in bulk and leek (*Allium porrum*) rhizosphere soils [J]. *Journal of Microbiological Methods*, 2010, 83 : 141-148.
- [33] Kielak A, Pijl AS, van Veen JA, et al. Phylogenetic diversity of *Acidobacteria* in a former agricultural soil [J]. *The ISME Journal*, 2009, 3 : 378-382.
- [34] Pankratov TA, Kirsanova LA, Kaparullina EN, et al. *Telmatobacter bradus* gen. nov., sp. nov., a cellulolytic facultative anaerobe from subdivision 1 of the *Acidobacteria* and emended description of *Acidobacterium capsulatum* Kishimoto et al. 1991 [J]. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2012, 62 : 430-437.
- [35] Eichorst SA, Kuske CR, Schmidt TM. Influence of plant polymers

- on the distribution and cultivation of bacteria in the phylum *Acidobacteria* [J] . *Applied Environmental Microbiology*, 2011, 77 : 586-596.
- [36] Pankratov TA, Ivanova AO, Dedysh SN, et al. Bacterial populations and environmental factors controlling cellulose degradation in an acidic *Sphagnum* peat [J] . *Environmental Microbiology*, 2011, 13 : 1800-1814.
- [37] Kanokratana P, Uengwetwanit T, Rattanachomsri U, et al. Insights into the phylogeny and metabolic potential of a primary tropical peat swamp forest microbial community by metagenomic analysis [J] . *Microbial Ecology*, 2011, 61 : 518-528.
- [38] Lu SP, Gischkat S, Reiche M, et al. Ecophysiology of Fe-cycling bacteria in acidic sediments [J] . *Applied and Environmental Microbiology*, 2010, 76 : 8174-8183.
- [39] Coates JD, Ellis DJ, Gaw CV, et al. *Geothrix fermentans* gen. nov. , sp nov. , a novel Fe (III) -reducing bacterium from a hydrocarbon-contaminated aquifer [J] . *International Journal of Systematic Bacteriology*, 1999, 49 : 1615-1622.
- [40] Blöthe M, Akob DM, Kostka JE, et al. pH gradient-induced heterogeneity of Fe (III) -reducing microorganisms in coal mining-associated lake sediments [J] . *Applied and Environmental Microbiology*, 2008, 74 : 1019-1029.
- [41] Coupland K, Johnson DB. Evidence that the potential for dissimilatory ferric iron reduction is widespread among acidophilic heterotrophic bacteria [J] . *FEMS Microbiology Letters*, 2008, 279 : 30-35.
- [42] Bryant DA, Costas AMG, Maresca JA, et al. *Candidatus Chloracidobacterium thermophilum* : An aerobic phototrophic acidobacterium [J] . *Science*, 2007, 317 : 523-526.
- [43] Müh F, Madjet MEA, Adolphs J, et al. α -Helices direct excitation energy flow in the Fenna-Matthews-Olson protein [J] . *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2007, 104 : 16862-16867.
- [44] Pankratov TA, Serkebaeva YM, Kulichevskaya IS, et al. Substrate-induced growth and isolation of *Acidobacteria* from acidic *Sphagnum* peat [J] . *ISME Journal*, 2008, 2 : 551-560.
- [45] Radajewski S, Webster G, Reay DS, et al. Identification of active methylotroph populations in an acidic forest soil by stable-isotope probing [J] . *Microbiology*, 2002, 148 : 2331-2342.
- [46] Kalyuzhnaya MG, Lidstrom ME, Chistoserdova L. Real-time detection of actively metabolizing microbes by redox sensing as applied to methylotroph populations in Lake Washington [J] . *ISME Journal*, 2008, 2 : 696-706.

(责任编辑 狄艳红)